Linzer biol. Beitr.	31/1	147-158	30.7.1999

Zum Verhalten von *Tropidodynerus interruptus* (BRULLÉ 1832) (Vespoidea, Eumenidae) und seines Brutparasiten *Chrysis jaxartis* SEM. am Nest

W. ARENS

A b s t r a c t : The nesting behaviour of *Tropidodynerus interruptus* (BRULLÉ 1832) (Vespoidea, Eumenidae) and of its cleptoparasite *Chrysis jaxartis* SEM.

The one-celled nest of *Tr. interruptus* is a nearly 4 cm long, vertical burrow to be found in solid soil. The female digs ist nest in the afternoon and deposits the excavated clods onto a heap in the background of the nesting site. Before hunting curculionid larvae the next morning, the female closes the burrow by filling it with clods of this heap. The temporary closures have to be removed and renewed at the storage of each of the 6-10 prey individuals, with which the furrow is finally filled. In the second phase of the provisioning of the nest, the female repeatedly takes the complete storage of paralysed prey out of the burrow and cleans the nest. This behaviour probably allows the wasp to messure the quantity of prey.

The males perch on the soil nearby the nests. Later on, the males make patrol flights along pathes and flowers.

The goldwasp *Chrysis jaxartis* is a cuckoo wasp of *Tr. interruptus* and is able to remove the temporary closures of the nests.

K e y w o r d s : Nesting behaviour, temporary nest closure, Chrysididae, cleptoparatism, *Cleonus*

Einleitung

Im Rahmen meiner Erfassung der Aculeatenfauna der Peloponnes sind mir in den vergangenen Jahren mehrfach Niströhren in feinkörnigem, festem Untergrund aufgefallen, um die herum in sehr charakteristischer Weise eine große Zahl von Erdbröckchen lag. Es ließ sich rasch klären, daß es sich hierbei um die Nester von *Tropidodynerus interruptus* handelte, einer stattlichen Eumenide mit ostmediterraner Verbreitung, die laut BLÜTHGEN (1961) und GUSENLEITNER (1998) bis ins östliche Mitteleuropa hinein vorkommt. Erste Beobachtungen zeigten, daß die Erdbröckchen bei der Befüllung der Niströhre eine Funktion haben, doch erst im Juni 1998 ergab sich die Gelegenheit, das Verhalten dieser interessanten Faltenwespe genauer zu untersuchen, wobei sich die Goldwespe *Chrysis jaxartis* als Brutparasit herausstellte.

Über die Lebensweise von *Tropidodynerus interruptus* war bisher fast nichts bekannt, doch vermutete BLÜTHGEN (1961) ein ähnliches Verhalten, wie es FERTON (1895, 1905) für den westmediterranen *Tropidodynerus flavus* (LEP.) beschrieben hat. Diese Vermu-

tung wird durch meine Beobachtungen nun bestätigt, doch zeigten sich auch einige bemerkenswerte Unterschiede zwischen den beiden Arten. Darüber hinaus war es möglich, bisher noch unbekannte Verhaltensaspekte zu erfassen, beispielsweise zur Tagesrhythmik von *Tropidodynerus interruptus* und zur Strategie seines Brutparasits *Chrysis jaxartis*. Zur Wirtswahl dieser Goldwespe, deren Verbreitungsgebiet von Griechenland bis Turkestan reicht (LINSENMAIER 1959, 1968) lagen bisher keinerlei Beobachtungen vor.

Besondere Beachtung verdient das ungewöhnliche Nestbauverhalten von *Tropidodynerus interruptus* im Hinblick auf die offene Frage, wie Eumeniden und andere solitäre Wespen den Befüllungsgrad ihrer Niströhre messen. Stammesgeschichtlich gibt es offensichtlich Beziehungen zum Verhalten der Schlote bauenden *Odynerus*-Arten.

Untersuchungsgebiet und Methoden

Alle geschilderten Beobachtungen wurden am 5., 6. und 16. Juni 1998 am Menelaion-Hügel östlich von Sparta (Peloponnes; Lakonien) gemacht, auf dem sich die Ruinen einer antiken Kultstätte für Menelaos und Helena befinden. Der Menelaion-Hügel ist Teil einer Geländestufe, die sich unmittelbar östlich des Eurotas-Flusses etwa 200-300m über die fruchtbare Schwemmland-Mulde von Sparta erhebt und durch die grellrote Farbe ihres Untergrundes auffällt. Es handelt sich hierbei um die feinkörnigen, sandhaltigen Sedimente eines tertiären Binnensees, der einst die Senke von Sparta bedeckte (Philippson 1959). Die steil westwärts abfallende Kante des Hügelzuges ist zum Teil terrassiert und durch Olivenhaine genutzt, sonst aber mit Phrygana und Macchie bewachsen. *Tropidodynerus interruptus* nistet am Menelaion nach meinen Beobachtungen vor allem auf vegetationsfreien Bereichen von Feldwegen, mit Vorliebe im festgedrückten Boden der Fahrspuren.

Um das Verhalten der Tiere nicht zu stören, erfolgten die Beobachtungen möglichst in einigen Metern Entfernung vom Nest, von wo aus sich Verhaltensdetails noch gut mit dem Fernglas verfolgen ließen. Allerdings erwiesen sich die Wespen auch beim Photographieren aus geringer Distanz als wenig störempfindlich.

Bei allen Angaben zu den Tageszeiten handelt es sich um Ortszeiten.

Verbreitung und Phänologie von *Tropidodynerus interruptus* auf der Peloponnes

Tropidodynerus interruptus kommt in allen Regionen der Peloponnes vor, gehört aber nicht zu den häufigen Eumeniden. Außer vom Menelaion kenne ich die Art von Olympia (Elis), Mykene (Argolis) Sikyon (Korinthia), Kiparissia (Messenien), Mantinea (Arkadien), Lira, Amyklai und der Ageranos-Bucht bei Githio (alle Lakonien). Ihre Flugzeit reicht von Anfang Juni bis in den Juli hinein, einzelne Männchen sind jedoch bereits in der zweiten Mai-Hälfte zu beobachten. Montan scheint die Art nicht vorzukommen; mein höchster Fundort Mantinea liegt in etwa 600m ü.M..

BLÜTHGEN & GUSENLEITNER (1970) und GUICHARD (1980) führen in ihren Verzeichnissen der griechischen Eumeniden für *Tropidodynerus interruptus* nur Patras als Fundort an.

Verhaltensbeobachtungen

Tagesrhythmik: Der Tagesablauf eines *Tropidodynerus*-♀ ist offenbar strikt festgelegt. Am Vormittag erfolgt die Jagd sowie die Befüllung und der Verschluß der Brutzelle, ab dem Mittag dann das Ausheben einer neuen Niströhre. So waren am Menelaion vormittags die Weibchen aller Kolonien mit dem Eintragen von Beute beschäftigt. Nachmittags habe ich dagegen weder hier noch irgendwo sonst auf der Peloponnes ein *Tropidodynerus*-♀ bei der Jagd gesehen, wohl aber zahlreiche grabende Individuen.

Nestbau: Die nahezu senkrecht in den Boden gegrabene Niströhre von *Tropidodynerus interruptus* ist ein ca. 4 cm langer Gang mit einem Durchmesser von gut 5 mm. Die Niströhre erweitert sich im unteren Teil nicht und enthält eine einzige Brutzelle. Der Untergrund, der zum Anlegen der Niströhre ausgewählt wurde, war trocken und feinkörnig, oberflächlich jedoch fest zusammengebacken und daher sehr hart. Meist bilden mehrere Weibchen eine Kolonie. Da jedoch neue Niströhren oft unmittelbar neben bereits fertiggestellten Nestern angelegt werden, kann eine Gruppe von Nistlöchern jedoch auch auf die mehrwöchige Aktivität eines einzelnen Weibchens zurückgehen.

Dem Anlegen eines neuen Nestes geht ein aufgeregtes Suchen voraus, bei dem die Wespe mit hochgerecktem Hinterleib auf einer vegetationsfreien Fläche umherläuft und nach einer geeigneten Stelle sucht (Abb. 7). Dann beginnt das Ausheben der Niströhre, das komplett im Naß-Verfahren, also mit Anfeuchtung und Aufweichung des Erdreichs erfolgt. Zum Graben werden offenbar nur die Mundwerkzeuge eingesetzt. Die Wespe dreht sich dabei im Nistloch langsam im Kreise, bis sich nach einigen Sekunden bis maximal einer halben Minute ein größerer Brocken angefeuchteten Erdreichs zwischen ihren Mandibeln angesammelt hat (Abb. 8-10). Sie unterbricht nun das Graben und kommt mit dem Klümpchen feuchten Aushubs wieder zum Vorschein. Nun sind zwei Verhaltensalternativen möglich. Entweder fliegt die Wespe mit dem Aushub zwischen den Mandibeln etwa 10m weit fort, läßt ihn dort im Flug fallen und kehrt dann rasch im Bogen zum Nest zurück, oder aber sie legt das feuchte Erdklümpchen in einigen cm Entfernung vom Nest auf einer "Halde" hinter sich ab, wo es rasch austrocknet (Abb. 2, 3, 6, 8). Interessanterweise schließt sich auch in diesem Falle gelegentlich ein kleiner Rundflug an. Diese beiden Verhaltensweisen wechseln sich unregelmäßig ab. Es ist also nicht vorhersehbar oder von der Größe der schon vorhandenen Halde abhängig, ob der Aushub verworfen oder für spätere Zwecke gelagert wird.

Nach dem Herausschaffen von 5-6 Brocken Aushub fliegen die Weibchen fort, um ihren Kropf wieder mit Wasser aufzufüllen. Am Menelaion kehrten sie in der Regel nach 5-10 Minuten zurück, so daß sie das Wasser möglicherweise vom etwa 200m entfernten Eurotas-Fluß holten. Mit dem Fortschreiten der Arbeiten verschwinden die grabenden Wespen erst bis zur Abdomenspitze (Abb. 10), später vollständig in ihrer Niströhre. Insgesamt brauchten die von mir beobachteten Weibchen bis zu vier Stunden (z.B. 13^{15}-17^{15} Uhr) für das Anlegen einer Niströhre, allerdings waren sie durch vorbeiziehende Wolken zeitweise zu Pausen gezwungen. Unter günstigen Bedingungen dürfte die Röhre nach etwa drei Stunden fertiggestellt sein. Pro Tag wird aber wohl stets nur eine einzige Niströhre gegraben.

Bevor die Weibchen ihre fertige Niströhre am Nachmittag endgültig bis zum nächsten

Morgen verlassen, füllen sie diese rasch mit Klümpchen von ihrer Abraumhalde voll (Abb. 5) und zeigen damit ein besonderes, gattungsspezifisches Verhalten, das bereits in die zweite Phase des Nestbaues, nämlich die Befüllung der Niströhre mit Beute am nächsten Tag überleitet.

Eintrag von Beute und Befüllung der Niströhre: Die beobachteten Nistplätze von *Tropidodynerus interruptus* am Westhang des Menelaion-Hügels wurden erst ab etwa 8^{30} Uhr von der Morgensonne beschienen, heizten sich dann aber rasch auf. Gegen 9^{00} Uhr erschienen zunächst einige Männchen, die sich am Boden sonnten, zwischendurch aber auch kurze Patrouillenflüge unternahmen, die Nesteingänge kontrollierten oder sich gegenseitig attackierten. Die ersten Weibchen zeigten sich kurz vor 10^{00} Uhr. Sie begannen jedoch nicht sogleich mit der Jagd, sondern sonnten und putzen sich nach einer oberflächlichen Inspektion ihrer Nester zunächst ausgiebig, manchmal in einiger Entfernung vom Nistplatz, beispielsweise auf niedrigem Gebüsch in der Umgebung.

Ab 10^{00}-10^{30} Uhr waren dann die ersten Weibchen beim Eintragen von Beute zu beobachten. Es handelt es sich dabei um Rüsselkäferlarven verschiedener Stadien mit einer Länge von 7-10 mm. Zu welcher Curculioniden-Art die Maden gehören, ließ sich leider nicht klären, zumal ich bisher nicht beobachten konnte, wo die *Tropidodynerus*-♀♀ jagen. Die Wespen legen das paralysierte Beutetier neben dem Nesteingang ab und räumen dann rasch mit den Mandibeln die Erdbröckchen aus der Niströhre, die sie am Vortag dort eingefüllt haben. Dies dauert meist 1-2 Minuten. Die Wespe arbeitet dabei stets von der gleichen Seite des Nesteinganges und legt die entnommenen Erdbröckchen in der Regel abwechselnd rechts und links hinter sich ab, so daß eine sichelförmige Halde aus nebeneinander liegenden Klümpchen im Rückraum der Niströhre entsteht (Abb. 2, 3, 6). Sobald die provisorische Füllung entfernt ist, ergreift die Wespe die Rüsselkäferlarve wieder mit den Mandibeln (Abb. 3), dreht sie so, daß der Kopf nach vorne zeigt, und schlüpft schließlich mit ihrer Beute für kurze Zeit ins Nest (Abb. 4).

Herausgekommen beginnt sie sofort, das Nest wieder mit einem provisorischen Verschluß aus Erdbröckchen von ihrer Halde zu füllen. Anfangs läßt sie das Füllmaterial hierzu einfach in die Röhre hinabfallen (Abb. 5), später schichtet sie die Erdbröckchen sorgfältig auf. Vor allem gegen Ende der Befüllung wählt die Wespe dabei das Baumaterial weitaus kritischer aus als am Vortag. Paßt einer der Erdbrocken nicht genau, so legt ihn die Wespe wieder zurück und wählt stattdessen einen kleineren Partikel, bis die Niströhre schließlich ebenerdig zugefüllt ist (Abb. 1, 11). Manche Individuen häufen sogar noch einen kleinen Hügel von Erdbröckchen über dem Nesteingang auf. Insgesamt dauert die Herstellung des provisorischen Nestverschlusses zwischen 5 und 15 Minuten. Wird das Weibchen während dieser Arbeiten gestört, kehrt es vor der erneuten Jagd stets nochmals zurück, um die Niströhre vollständig mit Erdbröckchen zu füllen.

In kurzen Jagdzeiten von meist nur 3-8 Minuten werden dann weitere Rüsselkäferlarven herangeschafft, wozu jedes Mal der provisorische Verschluß entfernt und wieder aufgefüllt wird, was mit zunehmender Füllung der Brutzelle natürlich immer schneller geht. Hat die Wespe keinen raschen Jagderfolg, so kehrt sie manchmal nach 7-8 Minuten zum Nest zurück, prüft dessen Eingang, häuft einige weitere Erdbröckchen auf und fliegt dann wieder davon.

Nach dem Heranschaffen von etwa vier bis sieben Rüsselkäferlarven zeigt die Wespe

plötzlich ein neues Verhalten, indem sie nach der Entfernung des provisorischen Verschlusses nun sämtliche bereits eingefüllten Beutetiere wieder aus der Niströhre herausholt und sie nebeneinander am Nesteingang ablegt (Abb. 2). Dann reinigt sie die Niströhre gründlich und füllt rasch alle Larven nacheinander wieder ein (Abb. 3). Selten werden auch die Wände der Niströhre nochmals kurz ausgebessert, wobei in einzelnen Fällen Bröckchen von der Halde zurückgeholt und als Baumaterial verwendet werden. Während ihre Beutetiere vor dem Nest liegen, ist die Wespe aufgeregt und attackiert Ameisen, Goldwespen und andere potentielle Feinde, die sich nähern, noch heftiger als sonst. Nach deren Vertreibung wacht sie einige Zeit auf ihren Beutetieren, bevor sie mit der Reinigung der Niströhre fortfährt. Schließlich wird das Nest wieder mit einem provisorischen Verschluß gesichert.

Nun werden weitere Rüsselkäferlarven eingetragen, wobei der Beutevorrat schon beim nächsten, meist aber erst beim übernächsten Mal wieder in der oben geschilderten Weise kurzzeitig aus der Niströhre herausgeholt wird.

Endgültiger Verschluß des Nestes: Nach der Bestückung des Nestes mit 6-10 Rüsselkäferlarven beginnt das *Tropidodynerus*-♀ mit dem endgültigen Verschluß der Niströhre. Meistens, jedoch nicht immer, wird beim Eintrag des letzten Beutetieres der Nestinhalt nochmals komplett ausgeräumt.

Der feste, endgültige Verschlußpfropfen der Niströhre wird zwar ebenfalls aus den Klümpchen von der Abraumhalde hergestellt, jedoch mit erheblich größerem Aufwand als beim provisorischen Verschluß. Die Wespe ergreift hierzu abgelegte Erdbröckchen, feuchtet sie an und spachtelt sie nacheinander in die Öffnung der Niströhre. Die vor Feuchtigkeit glänzende Lehmmasse wird Schicht für Schicht fugendicht aufgetragen, wobei die Wespe sich langsam im Kreise dreht (Abb. 6). Anfangs verschwindet sie dabei bis zur Taille in ihrer Niströhre, später spachtelt sie mit an die Kehle angelegtem Kopf außerhalb des Nestes, bis das Nistloch schließlich ebenerdig gefüllt ist (Abb. 7). Die Verarbeitung eines jeden Erdklümpchens kann bis zu einer Minute dauern. Für die Herstellung des ganzen Verschlußpfropfens werden 15-30 Minuten benötigt, wobei das Weibchen zwischendurch mehrmals fortfliegt, um seinen Kropf wieder mit Wasser zu füllen. Sobald der Verschlußpfropfen vollständig getrocknet ist, ist der Nesteingang optisch nur noch schwer zu erkennen.

Die Weibchen fliegen nun fort, oder aber sie beginnen sofort in der unmittelbaren Umgebung des fertiggestellten Nestes mit der Suche nach einem neuen Nistplatz, wobei sie hektisch mit hochgestelltem Hinterleib umherrennen (Abb. 7) und kurze Grabversuche unternehmen (siehe oben). Nach Beobachtungen von W. Linsenmaier (persönl. Mitteilung) scheint dieser abschließende „Ballett-Tanz" zumindest gelegentlich auch dazu zu dienen, alle Spuren um das fertige Nest zu verwischen.

In ausgegrabenen Nestern, auch in solchen, die noch nicht fertiggestellt waren, befand sich das Ei am unteren Ende der Niströhre. Vermutlich wird es am Morgen vor dem Eintragen von Beutetieren abgelegt.

Zur Variabilität des Verhaltens: Neben einer gewissen Fähigkeit zur Änderung der normalen Verhaltensmuster, die sich vor allem als Reaktion auf äußere Störungen zeigte (siehe oben und im folgenden Abschnitt), gibt es bei *Tr. interruptus* auch deutliche indi-

viduelle Unterschiede im Verhalten. Wie bereits geschildert, betrifft dies beispielsweise den Bau der provisorischen Verschlüsse (ebenerdig oder mit zusätzlichem Hügel über dem Nesteingang) und die Häufigkeit, mit der die beim Nestbau gewonnenen Erdbröckchen auf Halde gelegt oder im Fluge abtransportiert werden. Dabei treten auch Verhaltensweisen auf, die nicht sinnvoll zu sein scheinen und evtl. als Übersprungshandlungen zu deuten sind, wie etwa ein kurzer Rundflug um das Nest, selbst wenn das ausgegrabene Erdklümpchen zuvor auf die Halde gelegt worden war und daher nicht mehr entsorgt werden mußte (s.o.). Beachtung in diesem Zusammenhang verdient insbesondere ein Weibchen, das auch am Nachmittag seine noch Bau befindliche Niströhre stets mit einem provisorischen Nestverschluß versah, ehe es zum Wasserholen fortflog. Diese Füllung war allerdings weniger sorgfältig als sonst hergestellt und reichte meist nicht bis zum oberen Rand der Niströhre. Einen Sinn für diese Sicherung eines noch leeren Nestes vermag ich nicht zu erkennen, da, anders als nach Abschluß der Aushubarbeiten, fremde Einmieter von der stets rasch zurückkehrenden Nestbesitzerin rechtzeitig von der Niströhre hätten vertrieben werden können. Wie weit derartige Verhaltensbesonderheiten genetisch bedingt oder stimmungsabhängig sind, ließe sich nur durch längere Beobachtung einzelner Individuen klären.

Auf eine besonders bemerkenswerte Abweichung im Verhalten von *Tr. interruptus* machte mich W. Linsenmaier aufmerksam (persönl. Mitteilung). Er beobachtete bei einer Population in der Nähe von Patras, daß hier die Beutetiere beim zeitweiligen Herausholen aus dem Nest in einigen Fällen zwar ebenfalls auf einen Haufen gelegt wurden, wie auch ich es am Menelaion erlebte, daß in anderen Fällen die Rüsselkäferlarven jedoch in einem regelmäßigen Ring um das Loch herum gelegt wurden. War dieser vollständig, so waren alle Maden herausgeschafft. Die Wespen liefen dann ein- oder zweimal ziemlich schnell im Kreise darüber hinweg, ohne eine anzufassen, bevor der Rücktransport begann.

Verhalten der Männchen; Blütenbesuch: Die Männchen von *Tropidodynerus interruptus* erschienen am Menelaion morgens etwa eine Stunde vor den ersten Weibchen an den Nistplätzen, waren dort aber nicht sehr aktiv (siehe oben). Nach dem Eintreffen der Weibchen kam es zu einigen wenigen erfolglosen Kopulationsversuchen, bei denen sich die Weibchen gegenüber den Männchen aggressiv verhielten. Die Männchen verließen nun nach und nach den Nistplatz und begannen mit Patrouillenflügen entlang der Feldwege, was nach meinen Beobachtungen auch an anderen Orten das typische Verhalten der *Tropidodynerus*-♂♂ während des Tages zu sein scheint. Bis in den Nachmittag kontrollierten sie jedoch immer wieder auch die Nistplätze und unternahmen neue Kopulationsversuche, wurden jedoch stets abgewiesen.

Weiterhin wurden Thymian-Sträucher (*Coridothymus capitatus* cf.) von den Männchen patrouilliert, an denen beide Geschlechter von *Tropidodynerus interruptus* beim Blütenbesuch zu beobachten waren. Auf dem Gelände des antiken Mantinea in Arkadien flog die Art an Malvenblüten.

Der Brutparasit *Chrysis jaxartis* und andere Feinde: Die Goldwespe *Chrysis jaxartis* scheint auf der Peloponnes der wichtigste Brutparasit von *Tropidodynerus interruptus* sein. Gleichzeitig spricht einiges dafür, daß dies ihr einziger Wirt ist. Außer am Menelaion konnte ich diese Chrysidide auch bei Githio an den Nestern von *Tr. interruptus* beobachten, und in Mantinea kommen beide Arten gemeinsam auf dem kleinen archäologi-

schen Gelände vor. An zwei weiteren aktuellen Fundorten von *Chrysis jaxartis* auf der Peloponnes konnte ich *Tr. interruptus* zwar bisher nicht nachweisen, doch scheinen die Bedingungen dort sehr geeignet zu sein.

Am Menelaion erschienen die ersten *Chrysis jaxartis* am Morgen schon vor dem Eintreffen der *Tropidodynerus*-♀♀ an deren Nestern, verschwanden aber nach einer oberflächlichen Inspektion der am Vortag angelegten und mit einem provisorischen Verschluß versehenen Niströhren wieder. Ein *Osmia*-Nest, das am Rande der kleinen *Tropidodynerus*-Kolonie angelegt war, blieb unbeachtet. Erst nachdem die *Tropidodynerus*-♀♀ mit dem Eintragen von Beutetieren begonnen hatten, zeigten die Goldwespen größeres Interesse. Sie blieben nun längere Zeit auf der Kolonie, näherten sich arbeitenden *Tropidodynerus*-♀♀ und ließen sich durch deren Attacken nicht mehr weit vertreiben. Sobald eine *Chrysis jaxartis* auf ein unbeaufsichtigtes Nest stieß, das bereits Beutetiere enthielt, begann sie sofort damit, den provisorischen Verschluß eilig mit den Mandibeln herauszuräumen (Abb. 11, 12). Meist noch bevor alle Erdpartikel entfernt waren, schlüpfte die Goldwespe mit dem Hinterende voran in die Niströhre, legte offensichtlich ein Ei ab und flog davon. Zurückkommende *Tropidodynerus*-♀♀ zeigten kein ungewöhnliches Verhalten angesichts des fehlenden provisorischen Verschlusses, sondern räumten ohne erkennbares Zögern die verbliebenen Erdklümpchen aus, um dann die neue Beute einzufüllen bzw. ihren Beutevorrat hervorzuholen.

In der ersten Juni-Woche war der Parasitierungsdruck durch die Chrysididen so groß, daß vermutlich jedes *Tropidodynerus*-Nest von ihnen belegt wurde. Mitte Juni konnte ich keine *Chrysis jaxartis* mehr auf den Nistplätzen beobachten. Von *Tropidodynerus* waren zu diesem Zeitpunkt noch beide Geschlechter aktiv, wenn auch mit deutlich verringerten Individuenzahlen.

Auffällig war, daß endgültig verschlossene *Tropidodynerus*-Nester von den Goldwespen offenbar nicht wahrgenommen wurden. Geprüft wurden ausschließlich offene oder mit einem provisorischen Verschluß versehene Niströhren, wobei gelegentlich auch einige wenige Erdbröckchen aus Nestern entfernt wurden, die noch keine Beutetiere enthielten. Die Goldwespe bricht in diesem Falle das Ausräumen aber rasch ab. Unattraktiv schien weiterhin eine verlassene und daher offene, jedoch bereits am Vortag mit Curculionidenlarven befüllte Niströhre zu sein.

Als weitere Brutparasiten bzw Feinde konnte ich Bombyliiden und *Cataglyphis*-Ameisen beobachten. Letzteren gelingt es manchmal, paralysierte Rüsselkäferlarven zu stehlen, wenn das *Tropidodynerus*-♀ seinen Beutevorrat vor dem Nest ausgebreitet hat. In einem Falle begann eine Ameise damit, einen vorläufigen Nestverschluß mit den Mandibeln auszuräumen, wurde jedoch von der zurückkehrenden Nestbesitzerin erfolgreich mit weitgeöffneten Mandibeln vertrieben. In einem anderen Fall hätten zwei gemeinsam angreifende Ameisen wohl Erfolg mit einem Plünderungsversuch gehabt, wenn ich nicht eingegriffen hätte. Das *Tropidodynerus*-♀, das kurz vor der Ameisen-Attacke mit dem Bau des Endpfropfes begonnen hatte, verschloß daraufhin das Nest hektisch mit Partikeln von der Halde, was in dieser Nestbauphase unüblich ist, und verschwand. Nach 3 Minuten tauchte es zu einer kurzen Inspektion wieder auf, um dann erst nach weiteren 10 Minuten erneut zum Nest zurückzukehren, wo es den provisorischen Verschluß entfernte und den Endverschluß vervollständigte.

Diskussion

Meine Beobachtungen zu *Tropidodynerus interruptus* stimmen in allen wichtigen Aspekten mit den ausführlichen und lebendigen Schilderungen zum Verhalten des westmediterranen *Tropidodynerus flavus* (LEP.)(syn. *Odynerus nobilis* SAUSSURE) überein, wie sie FERTON (1895) vor mehr als hundert Jahren veröffentlicht hat. Auch bei dieser Art wird die Niströhre während der Jagd mit kleinen Kügelchen verschlossen, die die Wespe beim Ausheben des Nestes formt und beiseite legt; auch hier muß während des Grabens mehrmals der Wasservorrat im Kropf aufgefüllt werden; auch hier werden nach Jagdzeiten von nur 3-4 Minuten 5-10 Rüsselkäferlarven ins Nest eingetragen; und am faszinierendsten war wohl schon für Ferton, daß die Wespe von Zeit zu Zeit den gesamten Beutevorrat wieder aus der Niströhre herausräumt: "Wer gesehen hätte, wie das Tier seine Maden ausbreitet und sie eine nach der anderen mit seinen Mandibeln umklammert, der bekäme die Idee von einem Geizhals, der seine Reichtümer betrachtet". Dies gibt sehr gut die Empfindungen wieder, die auch ich, ohne die Arbeiten Fertons bereits zu kennen, immer wieder angesichts dieses merkwürdigen Verhaltens hatte.

Die Übereinstimmung im Verhalten beider Arten geht so weit, daß auch *Tropidodynerus flavus* die Erdklümpchen seiner provisorischen Nestverschlüsse meist abwechselnd links und rechts hinter sich ablegt, doch gibt auch Unterschiede. So betont Ferton, daß *Tr. flavus* in der Crau (Provence) seine Nester in lehmigem Boden anlege und die Nähe von Tümpeln oder Bächen unverzichtbar sei. Die Habitatansprüche von *Tr. interruptus* sind dagegen weniger eindeutig. Auf der Peloponnes kommt die Art sowohl auf lehmigem, im Frühjahr versumpften Gelände (Mantinea) wie auch in einer der trockensten Regionen (bei Neapoli im Süden der Parnonhalbinsel) vor, wo es keine natürlichen Süßgewässer gibt. Allerdings können hier auch andere mörtelnde Aculeata (z.B. Katamenes, Sceliphron und Ceramius) ihren Flüssigkeitsbedarf mit Brackwasser oder aus Pfützen in künstlich bewässerten Gärten und Feldern decken.

Verhaltensunterschiede zwischen den beiden Arten gibt es aber auch beim Bau der provisorischen Nestverschlüsse. Ferton berichtet, daß *Tr. flavus* insbesondere die ersten Kügelchen sehr sorgfältig auswähle, vermutlich weil aus ihnen ein Gewölbe in der Niströhre gebildet werde. Den übrigen würde weniger Aufmerksamkeit geschenkt. Die Wespe lasse sie einfach in den Schacht fallen und häufe zuletzt noch aus verbleibenden Kügelchen eine kleine Pyramide über den Nesteingang auf. *Tr. interruptus* dagegen füllt zunächst rasch sein Nest mit größeren Erdklümpchen voll, um dann zum Ende der Befüllung hin sorgfältiger nach passenden Partikeln für einen möglichst dichten Verschluß zu suchen. Nur wenige Individuen schichten zusätzlich noch eine Pyramide aus Klümpchen über dem Nesteingang auf. Sollten die Beobachtungen Fertons tatsächlich zutreffen, daß *Tr. flavus* beim Ausräumen eines provisorischen Verschlusses die herausgenommenen Erdklümpchen in einer bestimmten Ordnung ablegt, um sie dann in derselben Reihenfolge rasch wieder einbauen zu können, unterschieden sich die beiden Arten auch in diesem Punkt.

Beide Arten tragen Rüsselkäferlarven ein. Da die Jagdzeiten sehr kurz sind, muß es sich in beiden Fällen um häufige und leicht zugängliche Beutearten handeln. Zumindest für *Tr. interruptus* ist es daher sehr unwahrscheinlich, daß tatsächlich Larven des Eichelbohrers oder einer anderen *Curculio*-Art eingetragen werden, wie dies von Ferton ver-

mutet wurde. Viel besser zur Situation am Menelaion passen dagegen Beobachtungen von Linsenmaier (persönl. Mitteilung), der in den 60iger Jahren bei Patras zusehen konnte, wie *Tr. interruptus Cleonus*-Larven aus Distelköpfen holten.

Die bedeutsamste Differenz zwischen den Schilderungen Fertons und meinen Beobachtungen betrifft jedoch das Verhalten der Wespen beim Herausräumen ihres kompletten Nestinhaltes. Zum Zeitpunkt von Fertons Veröffentlichungen wurde offenbar das Malaxieren, also das Durchkneten der Beute und das Aufsaugen eines heraustretenden Tropfens von Darminhalt, lebhaft diskutiert. Ferton deutete das merkwürdige Verhalten von *Tropidodynerus* in dieser Hinsicht, zumal er beobachtete, daß die Wespen nicht nur jedes neu gefangene Beutetier, sondern auch mehrfach ihren kompletten Beutevorrat malaxierten. Da man das Malaxieren neben der "reinen Schleckerei" auch als wichtige hygienische Maßnahme zur Kropfentleerung beim Beutetier interpretierte, betont Ferton, daß die Beute insbesondere vor der endgültigen Schließung des Nestes nochmals malaxiert werde. Meine Beobachtungen passen hierzu nicht. *Tropidodynerus interruptus* dreht zwar seine Beutetiere vor dem Hinabschlüpfen ins Nest zwischen den Mandibeln, doch schien dies nur den Zweck zu haben, die Rüsselkäferlarve in die richtige Position (meist Kopf nach vorn) zu bringen. Nichts deutete auf Malaxieren hin. Das mehrmalige Ausräumen des Nestinhaltes dürfte daher einen ganz anderen Sinn haben. Meine Vermutung ist, daß *Tr. interruptus* durch dieses Verhalten die Menge der eingetragenen Beute überprüft. Das entscheidende Meßkriterium dürfte dabei nicht die Zahl oder das Gewicht der Beutetiere sein, sondern viel wahrscheinlicher ist es, daß *Tropidodynerus* das Volumen der eingetragenen Beute über die Befüllungshöhe seiner Niströhre mißt. Dies würde zu Beobachtungen passen, die TÖLKE (1996) bei der Eumenide *Symmorphus crassicornis* gemacht hat. Die Notwendigkeit für das mehrmalige, gefährliche Herausnehmen des Nestinhaltes könnte sich dabei durch die Verhaltensbesonderheit der provisorischen Nestverschlüsse ergeben, bei deren Bau stets einige Erdbröckchen zwischen die bereits eingetragenen Beutetiere fallen. Die Ermittlung der reinen Füllhöhe durch Beutetiere setzt daher möglicherweise die Reinigung und Wiederbefüllung der Niströhre voraus. Auch *Symmorphus crassicornis* scheint seine Beutetiere in der Zelle mehrfach zu sortieren, ohne sie allerdings dabei aus dem Nest herauszutragen (TÖLKE 1996). Experimente mit *Tropidodynerus* zur Klärung dieser Hypothese wären reizvoll, beispielsweise die Prüfung von Verhaltensänderungen bei künstlicher Vertiefung oder Verkürzung der Niströhre.

Beachtenswert ist schließlich auch, daß die beiden *Tropidodynerus*-Arten trotz ihrer offenbar ganz engen Verwandtschaft von zwei sehr unterschiedlichen Goldwespen parasitiert werden. Der Brutparasit von *Tr. flavus* ist laut Ferton *Chrysis integra sicula* ABEILLE *(syn. Ch. bidentata var. erythromelas* DAHLBOHM*)*, also eine Art aus der *Chrysis viridula*-Gruppe (LINSENMAIER 1959), wohingegen *Chrysis jaxartis* SEM. zur *Chrysis sybarita*-Gruppe gehört. Allerdings schmarotzen die meisten Vertreter beider Gruppen und, soweit bekannt, auch zahlreiche andere Chrysididen bei verschiedenen Eumeniden (z.B. LINSENMAIER 1959 & 1968, KUNZ 1989, HERRMANN 1996, SAURE 1998). Es ist daher durchaus damit zu rechnen, daß jede der *Tropidodynerus*-Species von mehreren Goldwespen-Arten parasitiert wird. So ist nach LINSENMAIER (1968) auch *Chrysis cylindrica* EVERSM. ein Brutparasit von *Tr. interruptus*. Leider macht Ferton keine Angaben zum Verhalten von *Ch. integra* an den Nestern von *Tr. flavus*, doch ist davon auszugehen, daß auch diese Goldwespe die provisorischen Verschlüsse entfernt.

Überraschend ist, wie wenig Schutz die provisorischen Verschlüsse bieten. Trotz des beträchtlichen Aufwandes, den das Herstellen und Entfernen dieser Verschlüsse bedeutet, lassen sich selbst unspezialisierte Feinde wie Ameisen dadurch nicht grundsätzlich vom Nest fernhalten. So scheint die Hauptwirkung dieser Barriere darin zu bestehen, das Eindringen eines Feindes ins Nest zu verzögern, so daß die Nestbesitzerin angesichts ihrer nur kurzen Jagdzeiten gute Chancen hat, einen Feind bei der Rückkehr noch rechtzeitig zu vertreiben. Bei hohem Parasitendruck, wie er Anfang Juni am Menelaion bestand, wird dennoch fast jedes Nest erfolgreich von Goldwespen geöffnet.

Ähnlichkeiten im Nestbauverhalten von *Tropidodynerus* besteht vor allem zu den weitaus bekannteren *Odynerus*-Arten, die mit *Tropidoydnerus* nahe verwandt sind. Auch die *Odynerus*-Arten gewinnen beim Ausschachten ihrer Niströhre feuchte Erdklümpchen, bauen mit diesen aber einen gekrümmten Schlot vor ihrem Nesteingang, dessen Funktion immer noch unklar ist. Sind die Arbeiten am Schlot abgeschlossen, werden die weiterhin anfallenden Erdklümpchen im Flug abtransportiert, was ganz dem Verhalten von *Tropidodynerus* entspricht (OLBERG 1959). Nur in Ausnahmefällen wird dagegen der Schlot zur Herstellung des Verschlußdeckels teilweise wieder abgebaut, doch auch dieses Verhalten kommt vor. Bei *O. eburneofasciatus*, einer Art der iberischen Halbinsel, scheint es sogar die Regel zu sein (HAESELER 1997). Provisorische Nestverschlüsse stellen die *Odynerus*-Arten allerdings nicht her. Dieses Verhalten scheint innerhalb der europäischen Eumeniden somit eine Besonderheit von *Tropidodynerus* zu sein.

Zusammenfassung

Das Nest von *Tr. interruptus* BRULLÉ ist eine ca 4 cm lange, senkrechte Röhre in festem, feinkörnigem Boden. Es enthält eine einzige Brutzelle. Meist bilden mehrere ♀♀ eine Kolonie. Die Niströhre wird am Nachmittag gegraben und der anfallende Aushub in Form kleiner, feuchter Klümpchen auf einer sichelförmigen Halde abgelegt. Erst am nächsten Vormittag füllt das ♀ die Brutzelle mit 6-10 Rüsselkäferlarven. Die Artzugehörigkeit der Beutetiere sowie der Ort der Jagd ließen sich nicht klären, doch handelt es sich vermutlich um *Cleonus*-Larven verschiedener Stadien. Das ♀ bringt die paralysierten Beutetiere nach Jagdzeiten von oft nur 3 Minuten im Flug zum Nest. Vor der erneuten Jagd schließt es das Nest mit trockenen Bröckchen von ihrer am Vortag angelegten Abraumhalde. Beim Einfüllen der nächsten Beutetiere muß dieser provisorische Nestverschluß jedes Mal entfernt und wieder hergestellt werden. Ab dem 4.-7. Beutetier räumt das *Tropidodynerus*-♀ mehrmals den kompletten Beutevorrat aus dem Nest heraus und legt ihn neben dem Nesteingang ab. Nach der Reinigung und Ausbesserung der Niströhre füllt die Wespe die Beutetiere dann wieder ein. Nach dem Eintrag von 6-10 Rüsselkäferlarven wird das Nest mit angefeuchteten Klümpchen von der Abraumhalde dicht und endgültig zugemörtelt und verlassen.

Die ♂♂ erscheinen morgens vor den ♀♀ an den Kolonien, patrouillieren dann aber während des Tages vorwiegend entlang von Feldwegen und Blüten.

Die Goldwespe *Chrysis jaxartis* SEM. ist Brutparasit von *Tr. interruptus* und räumt bei Abwesenheit der Nestbesitzerin die provisorischen Nestverschlüsse heraus, um ein Ei abzulegen.

Im Verhalten gleicht *Tr. interruptus* weitgehend dem westmediterranen *Tr. flavus*. Das mehrmalige Herausräumen der Beutetiere aus dem Nest könnte der Messung der Beutemenge dienen. Da die aufwendigen provisorischen Nestverschlüsse keinen grundsätzlichen Schutz vor Brutschmarotzern bieten, scheint ihr Hauptzweck darin zu bestehen, das Eindringen von Feinden bis zur Rückkehr der Nestbesitzerin zu verzögern.

Danksagung

Herrn Dr. h.c. Walter Linsenmaier danke ich sehr herzlich für wertvolle ergänzende Hinweise zu meinen eigenen Beobachtungen.

Literatur

BLÜTHGEN P. (1961): Die Faltenwespen Mitteleuropas. — Abh. dt. Akad. Wiss. Berlin, Klasse Chem. Geol. und Biol. (2): 1-152.

BLÜTHGEN P. & J. GUSENLEITNER (1970): Faltenwespen aus Griechenland (Hym., Diploptera). — Mitt. zool. Mus. Berl. **46**: 277-299.

FERTON Ch. (1895): L'instinct de quelques hyménoptères du genre *Odynerus* LATREILLE. — Actes Soc. linn. Bordeaux **48**: 219-230.

FERTON CH. (1905): La vie des abeilles et des guêpes. — Paris.

GUICHARD K.M. (1980): Greek wasps of the family Eumenidae (Hymenoptera) with a key to the european genera. — Entomologist's Gazette **31**: 39-59.

GUSENLEITNER J. (1998): Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera). Teil 8. Die Gattungen *Odynerus* LATREILLE 1802, *Gymnomerus* BLÜTHGEN 1938, *Paragymnomerus* BLÜTHGEN 1938 und *Tropidodynerus* BLÜTHGEN 1939. — Linzer biol. Beitr. **30**: 163-181.

HERRMANN M. (1996): Beitrag zur Klärung der Wirtsfrage von *Chrysis graelsii* GUÉRIN, 1842. — Bembix **7**: 11-13.

HAESELER V. (1997): Die *Odynerus*-Arten *O. eburneofasciatus* DUSMET 1903, *O. antogai* DUSMET 1903 sowie *O. annulicornis* BLÜTHGEN 1956 und zur Biologie *von O. eburneofasciatus* DUSMET 1903 (Vespoidea: Eumenidae) — Linzer biol. Beitr. **29**: 151-166.

KUNZ P. (1989): Die Goldwespen Baden-Württembergs. Taxonomie, Faunistik und Ökologie. — Dissertation Universität Karlsruhe, 261 S..

LINSENMAIER W. (1959): Revision der Familie Chrysididae (Hymenoptera) mit besonderer Berücksichtigung der europäischen Species. — Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **32**: 1-232.

LINSENMAIER W. (1968): Revision der Familie Chrysididae (Hymenoptera). Zweiter Nachtrag. — Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **41**: 1-144.

OLBERG G. (1959): Das Verhalten der solitären Wespen Mitteleuropas (Vespidae, Pompilidae, Sphecidae). — Deutscher Verlag der Wissenschaften Berlin, 1-401.

PHILIPPSON A. (1959): Die griechischen Landschaften. Teil 2: der Westen und Süden der Halbinsel. — V. Klostermann Frankfurt/Main, 311-525.

SAURE Ch. (1998): Beobachtungen und Anmerkungen zur Wirtsbindung einiger Goldwespenarten im nordostdeutschen Raum (Hymenoptera: Chrysididae: Chrysidinae). — BembiX **10**: 15-19.

TÖLKE A. (1996): Steuerung der Beutemenge bei *Symmorphus crassicornis* (Vespidae: Eumeninae) mittels "Eikontakt". — Bembix **6**: 9-13.

Anschrift des Verfassers: Dr. Werner ARENS,
Gagernstraße 3,
D-95447 Bayreuth, Deutschland.

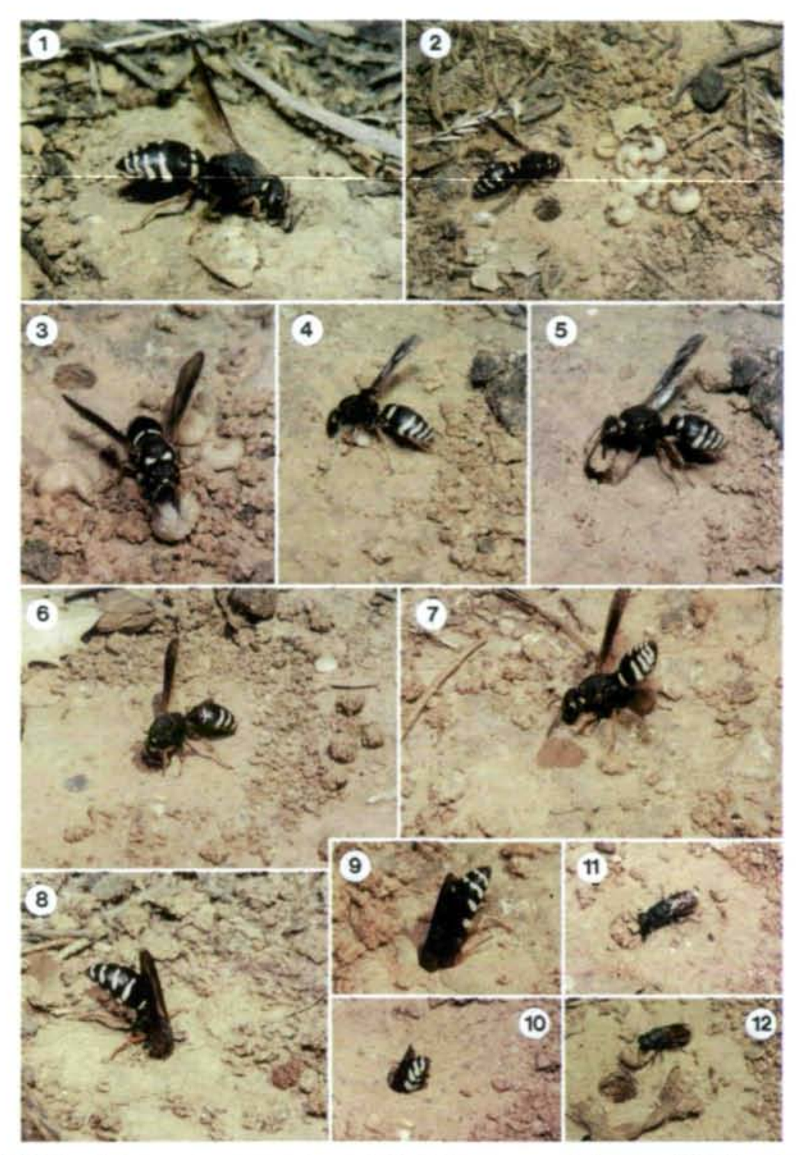


Abb. 1-12: 1 – *Tr. interruptus* ♀ vor seiner mit Erdklümpchen verschlossenen Niströhre; **2** – ♀ mit kurzzeitig ausgeräumtem Beutevorrat am Nesteingang; **3** – ♀ ergreift eine ausgeräumte Rüsselkäferlarve; **4** – ♀ beim Hineinschlüpfen mit Beute ins Nest; **5** – ♀ beim Hineinwerfen eines Erdbröckchens in die Niströhre; **6** – Herstellung des endgültigen Nestverschlusses; **7** – Suchlauf des ♀ nach einem neuen Nistplatz vor dem soeben vollendeten Nestverschluß; **8** – Beginn der Ausschachtung der neuen Niströhre; rechts unten ein noch feuchter Aushubbrocken; **9-10** – ♀ bei fortschreitenden Aushubarbeiten; **11** – *Chrysis jaxartis* vor einem provisorisch verschlossenen *Tr. interruptus*-Nest; **12** – Die Goldwespe zerrt einen Brocken des provisorischen Verschlusses aus dem Nest.